



TITLE:

物理学的手法による脳神経系への
アプローチ(第43回物性若手夏の学
校(1998年度),講義ノート)

AUTHOR(S):

加藤, 英之

CITATION:

加藤, 英之. 物理学的手法による脳神経系へのアプローチ(第43回物性若手夏の学校(1998年度),講義ノート). 物性研究 1998, 71(3): 439-448

ISSUE DATE:

1998-12-20

URL:

<http://hdl.handle.net/2433/96492>

RIGHT:

物理学的手法による脳神経系へのアプローチ

理化学研究所 BSI 脳回路モデル研究チーム 加藤 英之

Introduction

多くの実験、観測事実の蓄積を受けて、前世紀から今世紀にかけて物質世界に関する理解は飛躍的に進んだが、生物世界、特にその究極の対象である脳に関しては、今ようやく、その膨大な実験事実を体系化すべく理論的研究の創生期に入ったばかりである。物質世界であれだけの成功を収めた物理的方法論は脳でも有効なはずであるとする物理帝国主義と、脳の理解には物質世界の理解で使われたのとは全く違う方法論が必要だとする向きが混在しているが、本サブゼミでは、前者の立場に立ち、脳を記述するためにどのような物理学的方法論が試されてきたか、どのような方法が有効かを解説する。以下では、まず脳を構成する神経細胞の基本的な動作を解説し、続いてそのモデル化を示す。最後に、そのモデルがどのような脳の特性を記述し得るかを議論する。

物質系と違い生物現象は常に例外の山であるが、全体を概観するというここでの主目的を達するため、この稿全体を通じて、典型的な現象、状況に焦点を絞り、例外的現象には触れないことを注意しておく。

脳の中の神経細胞の概観

人間の脳は 10^{11} 個の神経細胞の集まりである[1,2]。体の各所に分布する。圧力、温度、光、におい、音などを感知する感覚神経からの信号が脳への入力信号であり、体中の筋肉を動かすべき出力信号が運動神経から出て行く。後で述べるように脳への入出力及び脳内での情報の伝達には電気信号と化学物質の両方が使われる。電気ショックで軽い記憶喪失を起こせたり、化学物質で睡眠状態に導けるのはこのためであり、電気信号だけを伝達手段とするコンピューターでは薬で動作状態を変える事はできない。脳は非常に分散的な情報処理機械であり、任意に選んだ数個の神経細胞を破壊したところで、情報処理に支障をきたす事はない。しかしながら、脳は各領域ごとにある程度の方業を行っており、例えば各指の感覚を受ける脳の領域は脳内で指に順番に並んでいるというように、各感覚器から脳内の受け持ち領域への写像はある程度のトポロジーを保っている。しかし、これは距離を保つ写像ではなく、重要な感覚器である舌を受け持つ脳の領野は広いが、足の小指を受け持つ領野は狭い。さらに、脳での情報処理は階層的である。網膜の視神経で受け取った信号はいくつかの中継を経て、第一次視覚野 (V1) に達する。V1 の神経細胞は網膜に映った物体を構成する部分部分の線の向きなど局所的な特徴を認識するが、V2,V3,V4,MT,IT と呼ばれる領域に写像が繰り返されるにしたがって、より大局的な特徴が認識される。

脳を構成する神経細胞とその繋がり様子を Fig.1 に示す。神経細胞は大まかに分けて、樹状突起、細胞体、軸索から成る。木の枝状の樹状突起は他の神経細胞からの信号を受け取るための枝であり、実際に他の神経細胞との接触点を synapse と呼ぶ。細胞体は神経細胞の核(DNA がある所)が存在する場所であり、樹状突起状上の多数のシナプスで集められた情報が集積した結果として出力信号を

作る場所である。出力信号は軸索によって伝送される。

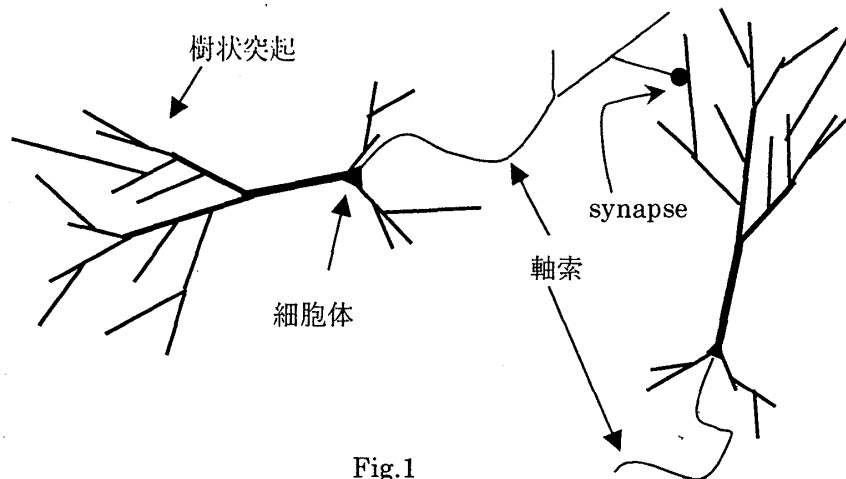


Fig.1

脳神経の信号伝達の仕組み

細胞の静的な性質—静止電位—

脳を構成する神経細胞の内部は外部に対して-70mV 程度の負電位に保たれている[1-3]。細胞内外には Na^+ , K^+ , Cl^- , Ca^{2+} 等の様々なイオンが溶けているがこれらイオンの濃度は細胞の内と外で以下の表に示すように異なっている。ここで濃度を表す単位 M はモル/リットルの意味である。

イオン	細胞内(mM)	細胞外(mM)
Na^+	5-15	145
K^+	140	5
Cl^-	5-15	110
Ca^{2+}	10^{-4}	1-2

“Molecular Biology of the Cell, Alberts et al. eds より改変”

この表には省略されているイオンも実際にはあり、それと合わせて、細胞内外とも総電荷は 0 で中性である。従って、もしこれらのイオンが内外で全く行き来し無ければ、内外に電位差はない。しかし実際には、細胞の表面にある種のイオンを選択的に通す“イオンチャンネル”と呼ばれる小穴が開いているので事情が異なる。思考実験としてまず、イオンチャンネルの無い絶縁状態から K^+ を選択的に通す K^+ channel だけを開けたとする。 K^+ は細胞内の方が高濃度なので、channel を抜けて外側へ移動し始める。陽イオンが内から外に少量移動すると、細胞内は外に対し負に帯電するので、電界の向きは外から内となり、 K^+ イオンの更なる流出にブレーキが掛かる。そして静電気力と、浸透圧がつりあったところで流出は止まる。この状態で更に Na^+ channel と Cl^- channel を開けたとすると Na^+ は浸透圧と静電気力に従って細胞内へ流入し、 Cl^- は通常浸透圧の方が静電気力にやや勝って、細胞内に流入する。このとき 3 種類のイオン Na^+ , K^+ , Cl^- を合わせた外向きの総電流 $i_K + i_{\text{Na}} + i_{\text{Cl}}$ がゼロでないと細胞が次第に帯電し、エネルギー的に損なので電流 $i_K, i_{\text{Na}}, i_{\text{Cl}}$ は $i_K + i_{\text{Na}} + i_{\text{Cl}} = 0$ が保つように流れる。細胞外を電位ゼロとした時の細胞内の電位を一般に細胞の膜

電位と呼ぶが、イオン A の内外の濃度が $[A]_i, [A]_o$ で内外の電位差が V の時のチャンネル流れ出る

イオン電流を表す Nernst の式 $i_A = \frac{p_A z V' ([A]_i e^{zV'} - [A]_o)}{e^{zV'} - 1}$, ($V' = FV / (RT)$, z : A の電荷, F : Faraday

const. R : gas const, T : 絶対温度, p_A : A の ion channel の透過率を表す定数) を使うと, $i_K + i_{Na} + i_{Cl} = 0$ から平衡における膜電位が次のように定まる.

$$V = \frac{RT}{F} \ln \frac{p_K [K]_o + p_{Na} [Na]_o + p_{Cl} [Cl]_i}{p_K [K]_i + p_{Na} [Na]_i + p_{Cl} [Cl]_o}$$

これを細胞の静止電位と呼ぶ.

今仮に K^+ channel の透過率が他に比べて圧倒的に大きければ, $V = E_K = \frac{RT}{F} \ln \frac{[K]_o}{[K]_i}$ となり, これ

は K^+ だけが存在する時に生じる電位と等しく, K^+ の平衡電位と呼ばれる, 同様 Na^+ の透過率が他より十分に大きければ膜電位は Na^+ の平衡電位に等しくなる, $V = E_{Na} = \frac{RT}{F} \ln \frac{[Na]_o}{[Na]_i}$. そして実際

の静止電位は E_K, E_{Na}, E_{Cl} の p を重みとしたある種の荷重平均である. ちなみに, 前に示した表 1 の濃度を用いると $E_{Na} = 70mV$, $E_K = -80mV$, $E_{Cl} = -77mV$ となる.

このように静止電位を作る源は各イオンの濃度差であるが, このイオンの濃度差を保っているのが各イオンをかき出すポンプである. これは, 細胞膜上に存在している. イオン電流 i_K, i_{Na}, i_{Cl} は基本的にイオンの濃度差をなくす方向に流れているから, イオンをかき出す機構が無ければ, いずれすべての濃度差が解消してしまう. しかし, 実際には細胞内ではポンプがエネルギー (ATP) を消費して働き濃度差を保っているのだから, 膜電位は上記の値に保たれる. この ATP 消費は細胞がその状態を保つための最低限の代謝, すなわち基礎代謝の一部である.

このイオンの流れは Fig.2 のような等価回路で表す事ができる.

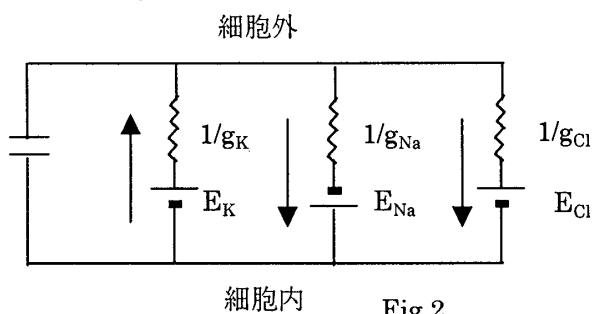


Fig.2

ここで, E_K, E_{Na}, E_{Cl} はポンプによる起電力, g_K, g_{Na}, g_{Cl} は各イオンチャンネルの conductance (抵抗の逆数) であり, 前記 p_K, p_{Na}, p_{Cl} に比例した量である. さらに細胞の内外の電位差によって膜の両側が帯電し, コンデンサーとして働く効果が表されている.

細胞の動的な性質—活動電位—

ところで, 静止電位は各イオンチャンネルの透過率 p_K, p_{Na}, p_{Cl} により一意に決まるが, これら透過率は実は定数でなく膜電位に依存して一時的に増減する. Na^+ の透過率 p_{Na} は膜電位がある程度上

がると電位にしたがって増加するという性質を持つ。そうすると Na^+ がより多く流入し、それがまた膜電位を上げるので、positive feedback が形成され、膜電位は急激に上昇して一時 Na^+ の平衡電位近くまで上がる。すぐに Na^+ の透過率 p_{Na} は元に戻り、一方で K^+ の透過率が増加するので、膜電位は一度上昇した後急降下し元の静止電位よりもマイナス側に少々通り越した後、元の静止電位に戻る。このような突発的な膜電位の上下を活動電位(action potential)と呼ぶ。実はこの活動電位こそが神経細胞の一般的な出力信号の型式なのである。この活動電位の発生仮定を精密に記述するのが以下に示す Hodgkin-Huxley の微分方程式である。

$$I = C_m \frac{dV}{dt} + g_{\text{Na}(\text{max})} m^3 h \cdot (V - E_{\text{Na}}) + g_{\text{K}(\text{max})} n^4 \cdot (V - E_{\text{K}}) + g_{\text{leak}} \cdot (V - V_{\text{leak}})$$

$$\frac{dn}{dt} = \alpha_n(1-n) - \beta_n n, \quad \frac{dm}{dt} = \alpha_m(1-m) - \beta_m m, \quad \frac{dh}{dt} = \alpha_h(1-h) - \beta_h h,$$

これを数値的に解く事によって、活動電位は驚くほど精密に計算される。

活動電位は神経細胞の細胞体で発生したあと軸索を伝播し終端に達する。活動電位の伝播では軸索の各所に貯えられているエネルギーが開放されることで供給されるわけで、それによって減衰が無く遠距離まで伝わる。例えば、指を動かすための運動神経は背中の脊髄から指先まで伸びている事からわかるように、神経細胞は他の一般的な細胞に比べて桁違いの長さを持つものが多く、端まで信号を減衰なく伝えるために、進化の過程で編み出された手段がこの活動電位による伝達に他ならない。

もちろん膜電位は普段でもある程度は揺らいでおり、少々のゆらぎでは活動電位は発生しない。活動電位はある閾値を超える膜電位の上昇が有った時だけ起こる現象である。

他の神経細胞への情報伝達

軸索の終端部には電位依存性 Ca^{2+} channel という別の channel がある。この channel は活動電位が到着して終端部の電位が上がると開き、外部から Ca^{2+} が流入する。

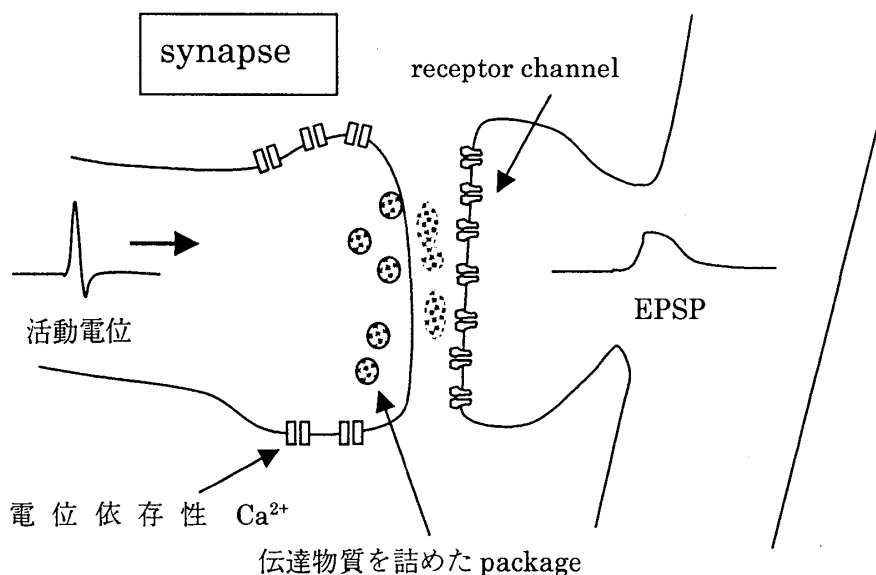


Fig. 3

終端部には神経伝達物質（簡単に、伝達物質）と呼ばれる物質を貯えた小さな package が多数有るが、 Ca^{2+} が流入によって、その package 中の伝達物質が終端部から細胞外に放出される。軸索の終端の情報を受け渡す部分を pre、情報を受け取る側の部分を post と簡単に呼ばれる。post 側には receptor channel というまた別の channel が付いている。この channel は普段は閉じているが、pre から放出された伝達物質が取り付くと開き、陽イオンを選択的に通す。すると陽イオン電流に関し短絡された形となるので、主に Na^{+} が流れ込み膜電位は上がる。これは post 側の神経に興奮（excitation）を起こす電位上昇であるから、Excitatory Post synaptic Potential (EPSP) と呼ぶ。post 側には陰イオン（特に Cl^{-} ）を選択的に通す receptor channel もある。そして、それがまた別の伝達物質によって開かれると、膜電位は Cl^{-} の平衡電位（静止電位より低い）に引き寄せられて、静止電位より下がる事になる。これは post 側の細胞の興奮を抑制する働きを持つので、EPSP と対照させて IPSP(Inhibitory postsynaptic potential)と呼ぶ。この2つが最も一般的な神経細胞間の情報伝達の仕方である。神経細胞は通常 10^3 - 10^4 個所のシナプスで他の神経とコンタクトしており、それらの一部で EPSP または IPSP として受け取った電気信号は受動的に伝送して細胞体で足しあわせられる (Fig.1 を見よ)。そして、もしそれが閾値を超えれば細胞体のところで活動電位を発生し軸索に伝えるという仕組みである。

神経細胞とシナプスのモデル化

これまで解説した神経細胞とその情報連絡に対し、どのようなモデル化が提案されてきたかを以下に述べる[4,5]。神経細胞が興奮すると活動電位が発生し、それがその神経細胞の出力であるが、活動電位というものは振幅はほぼ一定である。しかし、興奮の度合いが高ければ、活動電位が終わったところですぐさま次の活動電位が始まり、活動電位はひっきりなしに起こる。一方、興奮の度合いが低ければ、活動電位が終わった後、それが再び閾値に達するまで時間が掛かるので活動電位の頻度は低くなる。この様に、活動電位の発生頻度（firing rate と呼ぶ）が神経細胞の出力の強さの尺度となる。いわば FM 的な信号である。つまり i 番目の神経細胞の出力の強さを x_i と書くと、その単位は Hz である。firing rate が増えるに従って伝達物質の放出も増えるので、firing rate は post に与える影響という観点からも妥当な尺度と言える。

次に神経細胞の集まりを考える。簡単のため神経細胞は2つの集団（層と呼ぶ）に分かれていて、情報伝達は層 I から層 II へ一方向的に起こるとする。すなわち層内の情報の伝達や層 II から層 I への情報伝達は今考えない。層 II にある j 番目の神経細胞は一般に層 I の多数の神経細胞からシナプスを介した入力を受けている。層 I にある i 番目の神経細胞から層 II の j 番目の神経細胞への入力は x_i に比例すると考えて $w_{ij}x_i$ と書く。従って、 j 番目の神経細胞への入力の総和は $\sum_i w_{ij}x_i$ である。

ただし、もちろんすべての神経細胞 i が j にシナプス接続をしているわけではないから w_{ij} の多くはゼロである。また、 i からの入力が興奮性ならば $w_{ij} > 0$ であり、抑制性ならば $w_{ij} < 0$ である。

また通常 1 つの神経細胞が興奮性の伝達物質と抑制性の伝達物質の両方を放出する事はないから、
 i を止めた時ゼロでない w_{ij} は全て同符号である。 j 番目の神経細胞の膜電位を u_j は元の静止電位

\bar{u} から上の入力のみだけ加算されるので、 $u_j = \bar{u} + \sum_i w_{ij} x_i$ となる。

次に膜電位 u_j の値からその神経細胞の出力 x_j を決める関数 $f(u)$ をどう取るべきかを考える。活動電位は u が閾値を超えると出始め、 u の上昇と共に firing rate は上昇し、いつか飽和するので、単純には Fig.4(a) の形が想像される。しかし実際には細胞内の様々なノイズによって閾値はなまったりしたものとなる事を考慮し、解析的扱いの容易な $F(u) = \frac{1}{e^{-\beta u} + 1}$ (sigmoid 関数) (Fig.4 (b)) が良く用いられる。

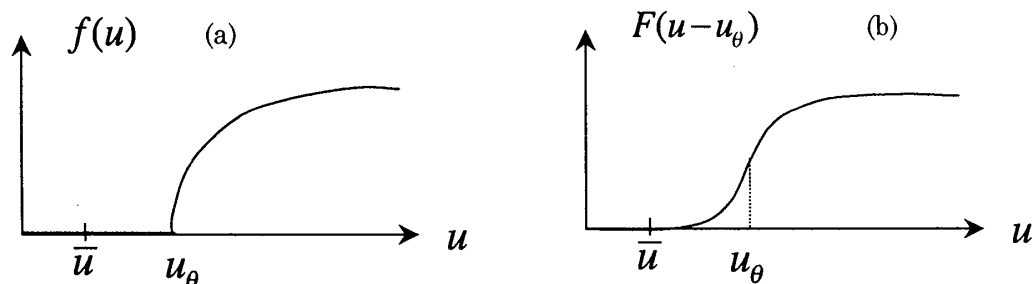


Fig.4

パラメーター β は閾値の鋭さを表わし、 $\beta \rightarrow \infty$ では $F(u - u_\theta) = \theta(u - u_\theta)$ となり完全に sharp となる。この形も扱い易さから良く用いられる。 $F(u)$ を用いて、 j 番目の神経細胞の出力(firing rate) は結局 $x_j^{(2)} = F(u_j^{(2)} - u_\theta) = F\left(\sum_i w_{ij}^{(1)} x_i^{(1)} + \bar{u} - u_\theta\right)$ の様に書ける。ここで、 $x_j^{(2)}, x_i^{(1)}$ 等の肩の数字は層 II の神経細胞と層 I の神経細胞に属する量を区別するためのものである。 $x_i^{(1)}$ の一つを定数と置く事によって $\sum_i w_{ij}^{(1)} x_i^{(1)} + \bar{u} - u_\theta$ の定数部分を和に吸収できるので、より簡単に $x_j^{(2)} = F\left(\sum_i w_{ij}^{(1)} x_i^{(1)}\right)$ と書く事ができる。

次に 3 層からなる神経回路網のモデル化を具体的に見て行く、最初の層は触覚などを感じる感覚神経の集まりとする。その出力 $x_i^{(1)}$ は次の神経層に入り、その出力 $x_j^{(2)}$ が次の運動神経層に入るというネットワークである (Fig.5)。図注の丸は神経細胞、それから右に伸びる直線が軸索である。

$x_i^{(1)}$ は感覚神経の物理的入力に一对一に対応するから、 $x_i^{(1)}$ 自体がこの神経回路網への入力だとみなす事ができるので $\vec{x}^{(1)}$ を input vector と呼び、 $\vec{x}^{(3)}$ を output vector と呼ぶ。今、出力を出す神経群は運動神経であるから、output vector $\vec{x}^{(3)}$ は入力刺激 $\vec{x}^{(1)}$ に対する対応（行動）とみなされる。その対応が仮に望ましい物でない場合に w_{ij} を調節して、出力 $\vec{x}^{(3)}$ が望ましい行動 \vec{t} に近付くようにするのが学習である。 \vec{t} は目標なので、target vector と呼ぶ。target vector と現状の差を $E = |\vec{t} - \vec{x}^{(3)}|^2$ で定義する。

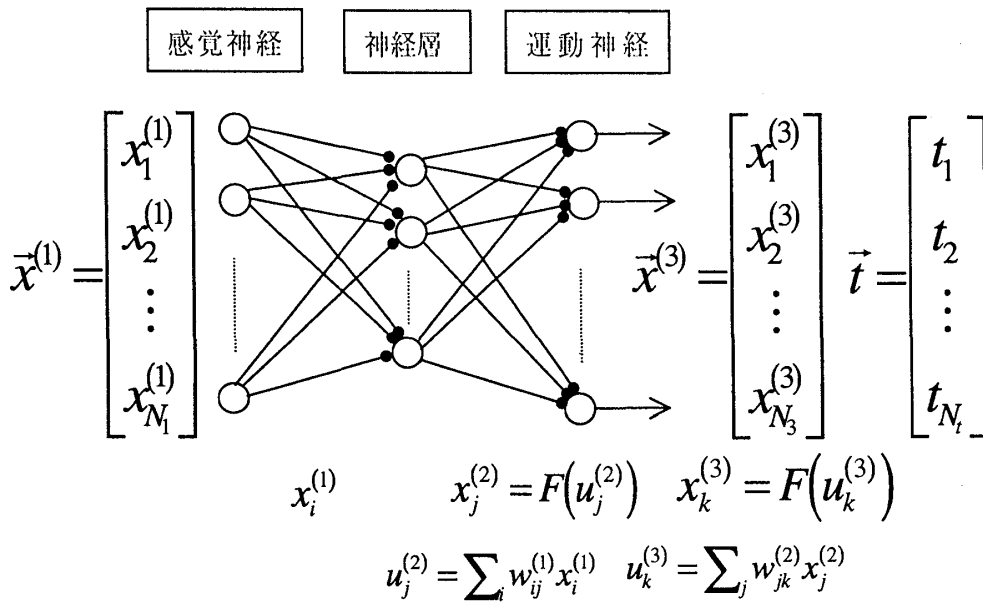
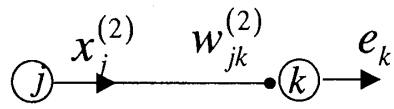


Fig.5

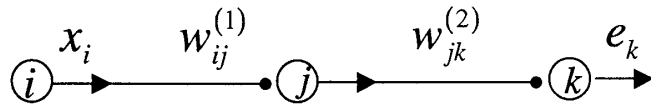
それでは、どのようなルールで w_{ij} を更新して行けば出力（行動）が望むものに近づいて行くだろうか？ E を w_{ij} で微分すれば、 w_{ij} の空間の中での E が減少する方向がわかる。従って、その方向へ w_{ij} をずらして行くルール、

$$\Delta w_{ij}^{\mu} = -\eta \frac{\partial E}{\partial w_{ij}^{\mu}}, \quad (\mu = 1, 2; \eta: \text{const.})$$

は E を確実に減少させる。
微分を実行すると

$$\Delta w_{jk}^{(2)} = \eta x_j^{(2)} e_k, \quad e_k \equiv (t_k - x_k^{(3)}) F'(u_k^{(3)})$$


の様に $w_{jk}^{(2)}$ の更新は k 番目の神経細胞からの出力の誤差 e_k とそれへの入力 $x_j^{(2)}$ の積で、また $w_{ij}^{(1)}$ の更新は

$$\Delta w_{ij}^{(1)} = \eta x_i^{(1)} \sum_k w_{jk}^{(2)} e_k$$


のように誤差 e_k の原因を j 番目の神経細胞に溯ったものとそれへの入力 $x_i^{(1)}$ の積で書ける．この様に誤差が情報伝播と逆方向に伝播しているように見えるのでこの学習ルールは誤差逆伝播法 (Backpropagation) と呼ばれている．ところで、この学習ルールは数学的には w_{ij} の張る高次元空間において局所的に低い方向へ転がる運動であるが、局所的情報しか参照しないので図の様に local minima に捕らわれてしまう恐れが常にある．

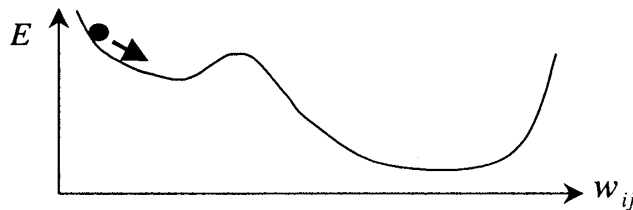


Fig.6

それを起こりにくくするために経験的に以下の修正学習則が考えられた．

$$\Delta w_{ij}^{\mu}(t+1) = -\eta \frac{\partial E}{\partial w_{ij}^{\mu}} + \alpha \Delta w_{ij}^{\mu}(t)$$

ここで、 α ($0 < \alpha < 1$) は momentum と呼ばれ、前回の学習方向をある程度尊重する効果を表す．

$1 \leq \alpha$ とすると前回の学習方向を尊重しすぎて本末転倒なので α は通常 1 より小に取られる．この学習ルールは確かにうまく働くが、このルールには以下のように明快な物理的解釈が付く．

両辺から $\Delta w_{ij}^{\mu}(t)$ を引き連続極限を取ると、

$$\frac{d^2 w_{ij}^{\mu}(t)}{dt^2} = -(1-\alpha) \frac{dw_{ij}^{\mu}(t)}{dt} - \eta \frac{\partial E}{\partial w_{ij}^{\mu}}$$

となり、これはポテンシャル E で決まる坂道を $(1-\alpha)$ で決まる摩擦を受けながら転がる質点の運動方程式に他ならない．元の学習ルール $\alpha = 0$ に比べて α の入ったものは幾分摩擦を減らし、少々 local minima に引っかからなくする効果を持つと解釈される．

脳と神経回路網モデルの比較

これまでに述べてきた神経回路網モデルは最も良く使われるものであるが、実際の神経回路をかなり大胆に簡単化したものであり、さらにその学習則は多分に数学的であり、このモデルの持つ性能を実際の脳の性能との類似性は一般には期待できない。しかし、今まで成功してきた数多くの物理のモデルは、実物の極端な簡単化であるにもかかわらず、実物のある一側面の非常にうまく抽象したものになっていた事を思い出せば、この神経回路網モデルと脳がある特有の性質を共有する事も不思議ではない。筆者らはその可能性を記憶の干渉という側面に注目して調べた。人間の記憶に関する実験的研究は古くから行われているが[6], Foucault [7]は人間が M 個の物を混同なく覚えるためにかかる時間 $t(M)$ 測定してその時間が M のべき乗に比例する事、 $t(M) = cM^D$, またそのべき D は $1 < D < 2$ なる定数であるという面白い法則を見つけた。もし、 M 個の物を完全に干渉（混同）なく覚えられれば、 $t(M)$ は単に M に比例して増加すると期待され、 $D=1$ となるが、実際には異なるものの記憶は互いに干渉しがちで、それを解消するための余計の時間がかかる事を $1 < D$ は表している。また、 M 個の物の間をすべて線で結ぶと線の総数は $M(M+1)/2 \propto M^2$ となる事から、干渉が最大限に効いている最悪のケースで $D=2$ であり、一般には $D < 2$ となると期待される。ただし、べき則になること自体は非自明である。さて上に述べた Backpropagation model (BP model) での記憶は input vector \bar{x}_{in} と target vector \bar{t} の対応関係の記憶である。初期状態で \bar{x}_{in} の入力に対し勝手な出力を出していた回路網が学習によって \bar{t} を出力するように成れば pair (\bar{x}_{in}, \bar{t}) が記憶されと言える。一般に M 個の pair $(\bar{x}_{in1}, \bar{t}_1), (\bar{x}_{in2}, \bar{t}_2), \dots, (\bar{x}_{inM}, \bar{t}_M)$ を用意し回路網に記憶させる事ができる。ところが、この記憶の際にも人が物を覚える時と同様に干渉があり、それが記憶速度を遅くするのである。なぜなら、ある pair $(\bar{x}_{in1}, \bar{t}_1)$ を覚えるための w_{ij} の更新と別の pair $(\bar{x}_{in2}, \bar{t}_2)$ を覚えるため

の w_{ij} の更新は一般に独立ではありえず、お互いに影響しあうからである。従って、神経回路網モデルの場合にもやはり、干渉によって記憶速度が遅くなる事は予想される。問題はどの様な法則で遅くなるかである。これは、簡単には予想できないので、筆者等は数値シミュレーションにより $t(M)$ を調べたところ、面白い事に $t(M)$ は正確にべき乗則に従いしかも D は 1 と 2 の間に入る事がわかった[8,9]。さらにこの結果は gradient descent 型と呼ばれる広いクラスのモデルで普遍的に成り立つ事が分かった。これらの結果は神経回路網モデルが現実の脳の思い切った簡単化であるにもかかわらず、記憶の干渉という側面について共通の特性を持つ事を示す。

まとめ

本解説では、実際の脳を構成する神経の仕組み概観した後、それらをモデル化する方法について述べた。そのモデルは実際の神経とその繋がりを大胆にモデル化したものであるが、記憶の干渉という側面に関しては極めて似通った性質を示す事を見た。これは、物理の王道である実体の大胆な簡単化による本質の抽出という方法論の脳科学への適用例である。サブゼミでは、物理学の方法論で脳に迫るアプローチの他の例も紹介し、より詳しく述べる。

参考文献

1. Nichollis JG, Martin AR, Wallace BG (1992) "From Neuron to Brain", 3rd ed., Sinauer Associates, Inc.[脳神経全般を勉強するのに最も定評のある教科書。訳本もある。]
2. Kandel ER, Schwartz JH, Jessell TM (1991) "Principles of Neural Science", 3rd ed., Appleton&Lange.[上記と同様定評のある脳の教科書，1000 ページを超える大著であるので，百科事典的に使う人も多い]
3. 松本 元 (1981) "神経興奮の現象と実体 (上・下) "，丸善[神経の信号伝達の理解に先駆的貢献をした著者の教科書]
4. Hertz, J, Krogh, A, Palmer, RG (1991) "Introduction to the theory of neural computation", Addison-Wesley Publishing Company. [神経回路網モデルの標準的教科書]
5. 甘利 俊一 (1978), "神経回路網の数理—脳の情報処理様式—", 産業図書[神経回路網のモデル化に先駆的な貢献をした著者の代表的教科書]
6. Rumelhart, DE (1977) "Introduction to human information processing", Wiley, New York.[人間の脳の性能を定量化する，心理物理的実験に付いてのわかりやすい概説]
7. Foucalt, M, Annee Psycholo. 19 (1913) 218
8. Hideyuki Câteau (1994) Universal Power Law in Feedforward Networks, Phys. Lett., A184, 427-431.
9. Hideyuki Câteau, Tatsuhiro Nakajima, Hiroshi Nunokawa and Nobuko Fuchikami (1994) Power Law Slowdown of the Neural Learning, IEICE transaction, E77-A, 2109-2111.